

## Progrès récents dans la connaissance des Nyctothères (Protozoaires, Ciliés Hétérotriches) associés aux Anoures

Félix-Marie AFFA'A & Jean-Louis AMIET

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, B. P. 812, Yaoundé, Cameroun

**Nyctotherans (Ciliata, Clevelandellida) associated with anuran amphibians live only in the posterior part of the digestive tract. Their relationship with these amphibians have been extensively studied in Cameroon. Forty-five nyctotheran species were found in forty-one anuran species (both at the larval and the adult stages). Depending on the species, nyctotherans can be specific to tadpoles, or present throughout their host's life-cycle, or live only in the adult from the metamorphosis. In all these cases, infection is by cysts ingestion at the larval stage. There is no infection at the egg stage nor after metamorphosis (anurans with direct development have no nyctotherans), at least in the Cameroonian fauna. About half of the Cameroonian known species of nyctotherans live only in one anuran species, whereas about 40 % are eclectic. In some cases, a correlation has been found between the physiological state of the anuran host and cyst production, conjugation and vegetative multiplication of nyctotherans. The presence of the latter has no conspicuous effect on the host. Nyctotherans are neither parasites nor symbionts, but endocommensals.**

### INTRODUCTION

Parmi les Protozoaires qui peuplent le tractus digestif des Amphibiens Anoures, les Opalines et les Nyctothères occupent une place prédominante, tant par leur fréquence que par les effectifs souvent élevés de leurs populations. Pourtant, seules les Opalines jouissent d'une certaine notoriété, grâce à plusieurs travaux de METCALF (surtout celui de 1909 sur *Opalina ranarum*) qui furent repris par la plupart des manuels de zoologie. La connaissance des Nyctothères, en revanche, est restée plus confidentielle et n'a guère diffusé en dehors de la communauté des protozoologistes.

Jusqu'aux années 1960 ces Ciliés n'ont fait l'objet que de publications dispersées, parmi lesquelles on doit retenir, en raison de leur intérêt biologique, celles de HEGNER (1923), WICHTERMAN (1937) et Mc ARTHUR (1955). La connaissance systématique du groupe a ensuite progressé notablement grâce aux recherches d'ALBARET (1968a-b, 1970,

1972, 1973, 1975), relayées par celles d'AFFA'A (1978, 1979a-b, 1980, 1983, 1986a, 1987, 1988a, 1990), qui a étendu ses investigations à la biologie des Nyctothères inféodés aux Anoures du Cameroun (1986b-c, 1988b).

Il nous a semblé que, dans la mesure où les Anoures sont impliqués dans un type de relation assez original avec d'autres organismes, une mise au point sur les Nyctothères serait de nature à intéresser les batrachologues. Nous y ferons surtout état des recherches menées au Cameroun car ce territoire, grâce à la richesse de sa batrachofaune, offre des conditions particulièrement favorables à l'étude des Nyctothères<sup>1</sup>.

#### REMARQUE

Comme nous l'avons déjà signalé (AMIET & AFFA'A, 1985), le parasitologue qui étudie les cycles de parasites ou d'endocommensaux inféodés aux Anoures est confronté à une lacune du vocabulaire batrachologique. En effet, il n'y a pas de terme général pour désigner un individu qui a terminé sa métamorphose, quel que soit le laps de temps qui s'est écoulé depuis celle-ci. Le terme d'"imago", que nous avons proposé (AMIET & AFFA'A, 1985) doit être proscrit car ROSTAND (1955) puis DUBOIS (1978) en ont restreint l'application au jeune individu qui vient de se métamorphoser (c'est dans ce sens qu'il sera utilisé ici). De même, le terme "adulte" ne concerne que l'individu qui a acquis la possibilité de se reproduire.

Dans ce qui suit, nous emploierons le terme "*pneumonte*", néologisme faisant allusion à la respiration pulmonaire, pour désigner tout individu, quel que soit son âge, ayant terminé sa métamorphose.

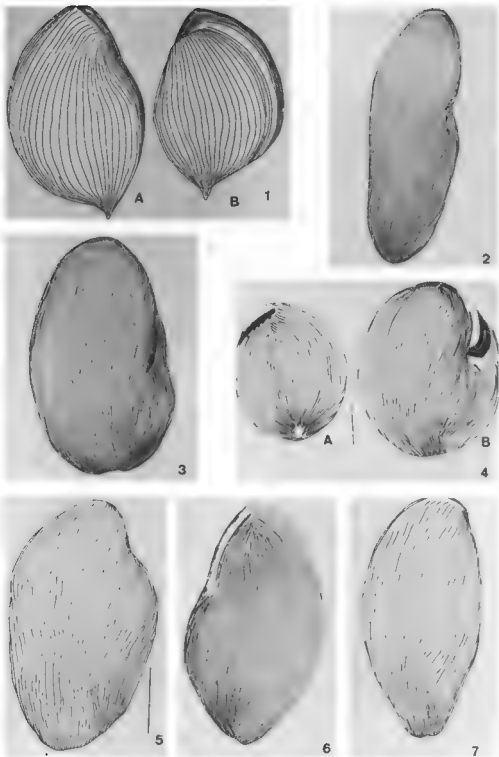
#### APERÇU SUR L'ORGANISATION ET LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES NYCTOTHÈRES

En principe, le terme "Nyctothères" devrait s'appliquer au seul genre *Nyctotherus*, créé en 1849 par LEIDY pour une espèce qu'il décrivait sous le nom de *Nyctotherus velox*. Dans cette mise au point, nous l'utiliserons dans un sens plus large, pour désigner tous les Ciliés Hétérotriches de l'ordre des Clevelandellida, car ceux-ci présentent de nombreux points communs avec *Nyctotherus*.

Tous les Nyctothères sont des endocommensaux (terme sur lequel nous reviendrons) mais ne sont pas nécessairement inféodés aux Amphibiens Anoures, certains genres, tel *Nyctotherus*, ayant été signalés chez d'autres vertébrés ou dans divers groupes d'invertébrés.

Les Nyctothères sont de "grands" Protozoaires: leur taille varie de  $57 \times 48 \mu\text{m}$  (*Nyctotheroides ovalis*) à  $905 \times 699 \mu\text{m}$  (*Albaretia maxima*). Leur forme, à peu près constante chez une même espèce, montre une grande diversité (voir figs. 1 à 7) mais est toujours plus ou moins comprimée, les modalités de l'aplatissement variant suivant les genres.

1. Les noms des auteurs des espèces n'ont été mentionnés ni dans le texte ni dans les légendes des figures. On les trouvera à la fin de l'article, sous la rubrique "Liste des espèces citées".



Figs 1 à 7 — Morphologie de différentes espèces de Nyctothères. Seules ont été figurées les cinéties, sous forme de lignes plus ou moins continues; ces cinéties sont en réalité formées par des paires alignées de cinétosomes; ces cinéties sont en réalité formées par des paires alignées de cinétosomes, dont un est muni d'un cil vibratile. Sur les figs. 3 et 4 sont aussi visibles, en plus foncé, les éléments de la ciliature buccale. 1 *Neonyctotherus dragescoti* (A: face droite; B: face gauche); 2. *Nyctotheroides fusiformis* (face droite); 3: *Nyctotheroides boulandi* (face droite); 4: *Nyctotheroides ptychadenae* (A: face gauche; B: face droite); 5 *Nyctotheroides paulistanus* (face droite); 6: *Nyctotheroides hopeleti* (face gauche); 7: *Nyctotheroides cryptothylaxi* (face droite). Figures extraites de AFFA'A (1987).

Certains d'entre eux ont différencié une "ventouse", souvent renforcée par des formations fibrillaires ou des éléments squelettiques de nature polysaccharidique. La forme et l'agencement de ces derniers constituent de bons critères taxinomiques.

Tout le corps cellulaire des Nyctothères est revêtu de cils locomoteurs disposés en lignes plus ou moins méridiennes, les cinéties (fig. 8). Certaines cinéties s'interrompent avant d'atteindre l'un ou l'autre pôle de la cellule et s'affrontent alors régulièrement par leurs extrémités. Une telle disposition constitue un "système sécant" (fig. 11). La situation, l'orientation, la longueur et le nombre des systèmes sécants fournissent de bons critères de distinction des genres.

La ciliature des Nyctothères témoigne de leur appartenance au phylum des Ciliophora (ou embranchement des Ciliés). Il en est de même pour leur appareil nucléaire, sans équivalent chez les autres Protozoaires. Cet appareil est constitué de deux noyaux: un macronoyau, végétatif, et un micronoyau, reproducteur (fig. 9). La position du micronoyau, près de la face postérieure ou antérieure du macronoyau, est caractéristique de certains groupes de Nyctothères.

Les Nyctothères possèdent une cavité buccale bien définie qui contient une ciliature particulière, différente de celle du corps (fig. 10). L'organisation de cette ciliature buccale est trop complexe pour être abordée ici. On retiendra seulement que ce sont ses caractéristiques qui permettent de placer les Nyctothères dans le sous-embranchement des Polyhymenophora Jankowski, 1967, la classe des Hétérotriches Stein, 1859 et l'ordre des Clevelandellida Puytorac & Grain, 1976 (pour plus de précisions sur la taxinomie des Ciliés on pourra se reporter à PUYTORAC et al., 1987, dont nous suivons ici la classification, ainsi qu'à CORLISS, 1979 et MARGULIS et al., 1989).

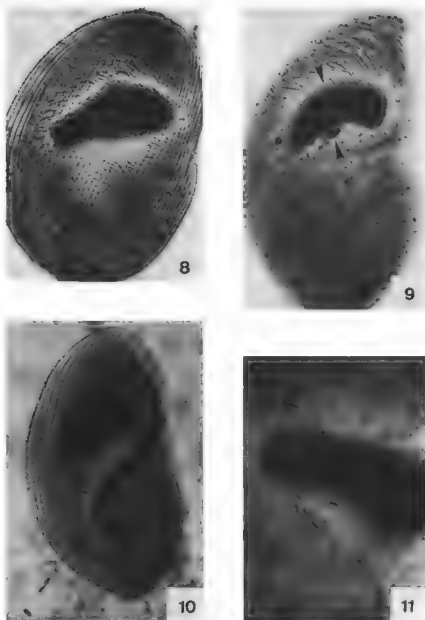
Actuellement, les Nyctothères sont répartis en 5 familles et 19 genres. Les genres associés aux Anoures se rencontrent dans 3 familles: Nyctotheridae (comprenant aussi des genres inféodés à des invertébrés ou à des poissons), Sicuophoridae (avec un genre chez les reptiles) et Neonyctotheridae

Au Cameroun, 45 espèces de Nyctothères ont pu être identifiées parmi la faune endocommensale de 89 espèces d'Anoures (pour les techniques d'étude des espèces et les critères utilisés pour les distinguer, voir AFFA'A, 1979a-b, 1980, 1988a). Ce chiffre, déjà considérable, est sûrement très inférieur à la réalité car une centaine d'espèces d'Anoures n'ont pas encore été examinées (la batrachofaune camerounaise est estimée à 190-200 espèces: AMIET, 1989) et celles qui ont été disséquées ne l'ont parfois été qu'en petit nombre d'exemplaires.

Quelques espèces de Nyctothères camerounais se placent dans une demi-douzaine de genres pauci- ou monospécifiques, mais l'essentiel de la faune nyctothérienne est fourni par le genre *Nyctotheroides*, à distribution cosmopolite.

#### NATURE DE LA RELATION DES NYCTOTHÈRES AVEC LEURS HÔTES

Chez les Anoures, les Nyctothères se localisent strictement dans le rectum chez les pneumontes ou dans la partie renflée du tortillon intestinal chez les têtards. Plusieurs



Figs. 8 à 11. Quelques aspects de l'organisation des Nyctothères. 8. face droite de *Nyctotheroides ptychadenae*; les lignes longitudinales sont des cinéties, les fines stries transversales visibles au centre de la photo correspondent aux fibres cinétodesmales et la masse sombre est le macronoyau. 9: face droite de *Nyctotheroides purpureus*; on distingue bien, ici, le micronoyau situé en arrière du macronoyau (flèches). 10: face droite de *Nyctotheroides heterostomus*, remarquer l'infundibulum (flèche), partie de l'appareil buccal qui, chez cette espèce, est souvent très incurvée; la bande sombre qui en souligne le contour est constituée par une ciliature spécialisée. 11: *Nyctotheroides cordiformis*; système sécant apical gauche (flèche); un système sécant est constitué par l'affrontement de cinéties orientées différemment. Figs. 8, 9 et 10 :  $\times 500$  env.; fig. 11 :  $\times 1000$  env. Figures extraites de AFFA'A (1987)

espèces (auxquelles s'ajoutent des Opalines et des Flagellés de petite taille) coexistent souvent dans un même hôte, ces peuplements plurispécifiques atteignant dans certains cas plusieurs centaines d'individus.

En milieu aquatique, où ils peuvent être rejetés naturellement avec les fèces, les Nyctothères ne survivent que quelques heures sous forme de trophozoïtes (individus végétatifs). Seuls les kystes peuvent subsister longtemps dans l'eau.

Le régime alimentaire des Nyctothères est encore mal connu mais doit être constitué surtout de débris cellulaires issus de l'hôte lui-même ou des aliments qu'il a absorbés. L'ingestion d'autres unicellulaires (Opalines, Nyctothères), ou même de Nématodes par certaines grandes espèces, a été observée (AFFA'A, 1990). Même lorsqu'ils sont en grand nombre et comprennent des espèces munies de "ventouse", les Nyctothères ne paraissent causer aucun dommage à leur hôte.

Certains Anoures, que ce soit à l'état larvaire ou post-larvaire, peuvent être dépourvus de tout Nyctothère. Ceci s'observe aussi bien à l'échelle de l'individu qu'à l'échelle de la population (et même de l'espèce: les adultes d'*Astylosternus batesi* n'hébergent jamais de Nyctothères).

Il résulte des observations précédentes que les Nyctothères ne sont ni des parasites ni des symbiotes, mais que leur relation avec les Anoures relève du commensalisme. En raison de leur localisation à l'intérieur de leur hôte, qui leur offre ainsi "le gîte et le couvert", ils doivent être qualifiés d'*endocommensaux*.

#### RAPPORT ENTRE LE PEUPEMENT NYCTOTHÉRIEN ET LE STADE DE DÉVELOPPEMENT DE L'HÔTE

Pour le parasitologue, l'Amphibien Anoure à cycle "normal" offre un modèle d'hôte particulièrement intéressant en raison du changement de vie radical qui se produit lors de la métamorphose: comment l'endofaune d'un organisme aquatique à régime plutôt végétarien réagira-t-elle lorsque son hôte passera à un mode de vie terrestre et à un régime carnivore?

En réponse à cette situation, les Nyctothères d'Anoures ont développé deux stratégies différentes (fig. 12): (1) certaines espèces (qu'on pourrait qualifier d'"euryphasiques") passent du têtard au pneumonte et s'adaptent donc au changement de milieu interne consécutif au changement de mode de vie; (2) d'autres espèces ("sténophasiques") vivent seulement chez le têtard, ou chez le pneumonte, cela se traduit, pour l'espèce-hôte, par une modification de sa faune nyctothérienne lors de la métamorphose.

La première possibilité avait été signalée par HEGNER dès 1923. Plus tard, WICHTERMAN (1936) a montré que, dans le cas précis de "*Nyctotherus cordiformis*", l'espèce se rencontrait aussi bien chez l'adulte que chez le têtard<sup>2</sup>. Dans la faune camerounaise, nos investigations ont montré que 9 espèces sur les 45 identifiées, soit 20 %, se trouvent indifféremment dans les deux stades.

2. Les progrès effectués depuis dans la systématique des Nyctothères ont montré que le nom *cordiformis* a été appliqué à plusieurs Nyctothères différents. Il ne s'agit donc peut-être pas d'une espèce réellement "euryphasique" (AFFA'A, 1991).

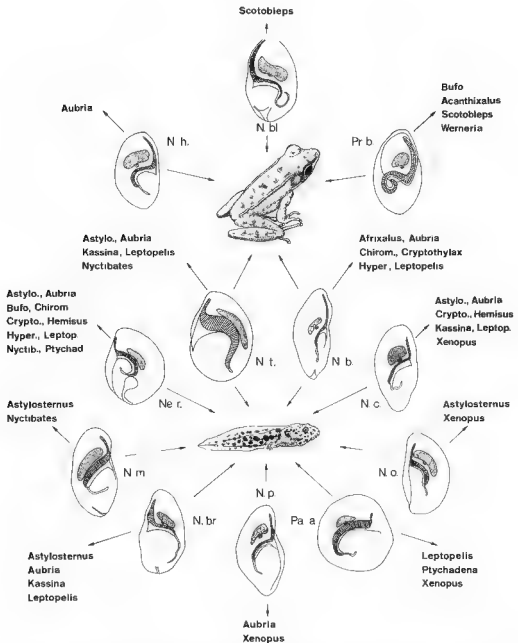


Fig. 12. — Le peuplement nyctothérien du têtard et de l'adulte de *Hylarana albolabris*. Pour chaque espèce de Nyctothère ont été mentionnés, en dérivation, les noms des autres genres d'Anoures où ils ont été rencontrés. Ne. r. *Neonyctotherus reticulatus*; N. b. *Nyctotheroides bopeleti*; N. bl. *Nyctotheroides bouldardi*; N. br.: *Nyctotheroides brachystomus*; N. c.: *Nyctotheroides cryptothylaxi*; N. h.: *Nyctotheroides heterostomus*; N. m.: *Nyctotheroides modestus*; N. o.: *Nyctotheroides ostreiformis*; N. p.: *Nyctotheroides purpureus*; N. t.: *Nyctotheroides teochili*; Pa a.: *Parasciophora aberrans*; Pr. b.: *Prosciuophora basoglu*

L'existence de Protozoaires endozoïques propres aux têtards avait aussi été reconnue par HEGNER (1923) mais c'est en 1955, dans une étude sur les Protozoaires intestinaux de *Rana pipiens*, que MC ARTHUR a clairement mis en évidence une corrélation entre le stade de développement de l'hôte et sa faune de Protozoaires. Il distingue ainsi des espèces: (1) présentes chez le têtard et persistant jusque chez l'adulte (cas évoqué ci-dessus); (2) présentes uniquement chez le têtard; (3) présentes chez le têtard, disparaissant à la métamorphose et réapparaissant ensuite chez l'adulte.

Chez les Anoures camerounais, les Nyctothères propres aux têtards représentent le contingent le plus important, avec 22 espèces, soit 49 % du total des espèces actuellement répertoriées.

Il est curieux de constater que nos prédécesseurs, peut-être parce qu'ils avaient affaire à des batrachofaunes peu diversifiées, ont méconnu l'existence de Nyctothères inféodés uniquement aux pneumontes. Pourtant, au Cameroun, 14 au moins, soit 31 % des espèces inventoriées, sont dans ce cas.

En revanche, nous n'avons pas pu mettre en évidence, aussi bien chez les Anoures du Cameroun que chez ceux du Canada, de Nyctothères correspondant à la troisième catégorie de MC ARTHUR, c'est-à-dire subissant une éclipse pendant la métamorphose et réapparaissant chez le pneumonte. Ce que nous savons actuellement des modalités d'infestation des pneumontes, point important sur lequel nous reviendrons plus loin, nous fait douter de la réalité de ce type de cycle chez les Nyctothères.

Dans le peuplement nyctothérien d'une même espèce d'Anoure, les trois catégories de Nyctothères peuvent être représentées. C'est ce que nous avons démontré par une étude détaillée de la faune endocommensale des deux crapauds communs d'Afrique, *Bufo maculatus* et *Bufo regularis* (AFFA'A & AMIET, 1985). Chez ces crapauds, *Nyctotheroides ptychadenae* a été relevé à tous les stades de développement, *Neonyctotherus reticulatus* a été trouvé chez les têtards, les individus en métamorphose et même les imagos, mais jamais chez les adultes, tandis que *Prosicuophora basoglui* et *Sciuophora bufonicola* sont présents seulement chez les individus en métamorphose et les pneumontes.

Le déterminisme de la disparition de certaines espèces de Nyctothères lors de la métamorphose, et leur remplacement éventuel par d'autres<sup>3</sup>, reste à élucider. Le changement de régime alimentaire, qui avait été invoqué par HEGNER (1923), ne semble pas déterminant puisque, dans certains cas, les Nyctothères des têtards peuvent se maintenir quelque temps chez l'imago, alors que, inversement, des espèces propres au pneumonte apparaissent avant l'achèvement de la métamorphose (ces deux éventualités sont illustrées par les Nyctothères de *Bufo regularis* et *B. maculatus* mentionnés ci-dessus) Il est plus probable que les facteurs hormonaux intervenant dans la métamorphose de l'hôte se répercutent aussi sur son peuplement nyctothérien, mais cela reste à démontrer expérimentalement.

<sup>3</sup> Soulignons qu'une espèce n'en relaie pas nécessairement une autre chez un même hôte, les espèces de Nyctotheres propres au pneumonte sont en général moins nombreuses que les espèces propres au têtard *Astylosternus batesi* présente même la particularité de ne posséder aucun Nyctothère à l'état adulte, alors que le têtard peut en héberger 8 espèces différentes.



### LES DIFFÉRENTS DEGRÉS DE SPÉCIFICITÉ DANS L'ENDOCOMMENSALISME DES NYCTOTHÈRES

La relation entre un organisme parasite et son hôte est souvent marquée par sa spécificité, le parasite n'existant que chez une seule espèce-hôte ou chez quelques espèces affines. Il en est de même pour les associations de type symbiotique. Les Nyctothères étant simplement endocommensaux, on pourrait supposer que leurs relations avec leurs hôtes soient plus lâches, et qu'une espèce donnée de Nyctothère puisse de ce fait se rencontrer indifféremment chez diverses espèces d'Anoures.

L'analyse de la répartition et de la prévalence de 45 espèces de Nyctothères a été effectuée chez 41 espèces d'Anoures camerounais: elle réfute l'hypothèse précédente (AFFA' A & AMIET, 1990).

En effet, 20 espèces de Nyctothères (près de 49 % du total des espèces considérées) se sont révélées chacune strictement inféodées à une seule espèce-hôte.

Dans la plupart des cas, ces Nyctothères "spécialistes" s'observent chez des espèces d'Anoures qui se distinguent sur le plan systématique et/ou écologique. Par exemple, le record de Nyctothères "endémiques" est détenu par la rainette *Acanthixalus spinosus*, qui en héberge 8 espèces (plus quelques généralistes...). Or cette rainette appartient à un genre très isolé chez les Hyperoliinae et présente la particularité de se développer dans l'eau noire remplissant les grandes cavités d'arbres (PERRET, 1966).

Le batrachologue ne sera pas étonné non plus en apprenant que des Nyctothères à spécificité stricte ont été trouvés dans les genres *Leptodactylodon* (qui occupe une place à part chez les Astylosterninae: AMIET, 1980), *Cryptothylax* (lui aussi isolé parmi les Hyperoliinae) et *Chiromantis* (seul représentant africain de la famille des Rhacophoridae). De même, les Pipidae, remarquables par leur mode de vie entièrement aquatique, abritent des Nyctothères spécifiques: trois espèces chez *Xenopus fraseri*.

A l'opposé, 16 autres espèces de Nyctothères (39 % du total) ont été trouvées chez des espèces-hôtes appartenant à plusieurs genres sans affinités systématiques particulières. L'éclectisme de ces Nyctothères, illustré par la figure 12, ressort clairement du Tableau I, qui montre en outre que les espèces propres aux têtards peuvent avoir des hôtes encore plus diversifiés que les espèces propres aux pneumontes: jusqu'à 10 genres appartenant à 5 familles différentes pour *Neonyctotherus reticulatus*!

Cependant, il n'y a pas d'espèces de Nyctothères totalement généralistes. C'est ainsi que *Nyctotheroides bopeleti* et *N. teochi*, qui ont été trouvés chez les têtards et pneumontes de nombreuses espèces, manquent chez les représentants des genres *Bufo* et *Ptychadena*. De même, *Prosciuophora basoglui* a été observé chez des hôtes aussi différents que des *Bufo*, *Hylarana*<sup>4</sup>, *Scotobleps* et *Acanthixalus*, mais jamais chez les *Ptychadena*, *Leptopelis*, *Afrixalus* ou *Hyperolius*. Ce phénomène est d'autant plus remarquable que des espèces-hôtes potentielles peuvent coexister, au moins à l'état larvaire, avec des espèces hébergeant des Nyctothères généralistes.

4. Par commodité, nous conservons ici le genre *Hylarana*, bien que les espèces africaines qui y sont habituellement placées doivent être considérées, selon DUBOIS (1992), comme des *Rana* (sous-genre *Aminrana*).

Tableau I - Familles-hôtes et nombre de genres-hôtes chez les espèces généralistes de Nyctothères d'Anoures camerounais Abréviations des noms de familles (classification de DUBOIS, 1984): A, Arthroleptidae; B, Bufonidae; He, Hemisotidae; Hy, Hyperoliidae; P, Pipidae; Ra, Ranidae, Rh, Rhacophoridae (d'après AFFA'A & AMIET, 1990, modifié).

Nom du Cilié	Familles-hôtes	Nombre de genres-hôtes
Espèces présentes seulement avant la métamorphose		
<i>Neonyctotherus reticulatus</i>	P, B, Ra, A, Hy	9
<i>Nyctotheroides modestus</i>	P, Ra, A, Hy	5
<i>Nyctotheroides brachystomus</i>	Ra, A, Hy	5
<i>Nyctotheroides ostreiformis</i>	H, P, Ra, A	3
<i>Nyctotheroides judesi</i>	Ra, Hy, He	3
<i>Nyctotheroides cryptothylaxi</i>	Ra, Hy, He	3
<i>Nyctotheroides purpureus</i>	P, Ra	3
<i>Nyctotheroides rotundatus</i>	B, Ra	2
Espèces présentes seulement à partir de la métamorphose		
<i>Prosciuophora basoglui</i>	B, Ra, A, Hy	4
<i>Nyctotheroides ptychadenae</i>	B, Ra	3
<i>Siciuophora heimi</i>	B, Ra	3
<i>Siciuophora magna</i>	B, Ra	2
<i>Siciuophora bufonicola</i>	B, Ra	2
Espèces présentes à tous les stades de développement		
<i>Nyctotheroides bopeleti</i>	Ra, Rh, Hy	7
<i>Nyctotheroides teochu</i>	Ra, A, Hy	6
<i>Parasciuophora nucleocavata</i>	B, Ra	2

Entre ces deux extrêmes se situe un contingent assez restreint (une demi-douzaine d'espèces) de Nyctothères susceptibles de se rencontrer chez des espèces appartenant au même genre, ou à la rigueur à des genres systématiquement affines.

On retrouve donc, chez ces endocommensaux, les trois grandes catégories reconnues pour les parasites vrais par EUZET & COMBES (1980): les oioxènes, propres à une seule espèce-hôte (spécificité stricte), les sténoxènes, parasitant des hôtes directement apparentés (spécificité étroite) et les euryxènes, susceptibles de se rencontrer chez de nombreux hôtes sans affinités systématiques (spécificité relative ou large). Même si les généralistes sont relativement plus nombreux chez les Nyctothères que dans beaucoup de groupes de parasites vrais (où l'oioxénie ou la sténoxénie peuvent être la règle), il est remarquable que des endocommensaux aient développé la même gamme d'"associations" avec leurs hôtes que les parasites.

Nous ignorons tout des facteurs qui font qu'une espèce d'Anouère constitue un "biotope" favorable pour tel Nyctothère et pas pour tel autre, fût-il généraliste. De même, nous ne savons pas pourquoi et comment des espèces de Nyctothères, parfois affines, ont pu devenir les unes généralistes et les autres spécialistes.

#### COMMENT LES NYCTOTHÈRES INFESTENT-ILS LEURS HÔTES?

Chez les Amphibiens, l'espèce-hôte représente pour le parasite ou l'endocommensal deux cibles distinctes en fonction de son stade de développement. Malgré cette particularité, le problème de l'infestation des Anouères par les Nyctothères n'a guère retenu l'attention des protozoologistes jusqu'à une époque récente.

Dès 1936, WICHTERMAN avait cependant imputé la contamination des têtards à l'ingestion de kystes émis par les adultes. METCALF (1909) avait auparavant trouvé le même mode d'infestation chez *Opalina ranarum*. Cela conduisit, semble-t-il, à admettre l'existence d'un processus identique chez tous les Protozoaires du tractus digestif des Anouères.

La batrachofaune camerounaise offre un choix de comportements reproducteurs et de cycles de développement (voir à ce sujet AMIET, 1989) dont la diversité se prête bien à la vérification de cette hypothèse.

Remarquons tout d'abord qu'il y a au Cameroun plusieurs espèces d'Anouères à développement direct<sup>5</sup> auxquelles le modèle proposé par WICHTERMAN et par METCALF ne peut s'appliquer, puisque tout leur cycle vital de déroule hors de l'eau. L'examen de la faune intestinale d'une cinquantaine d'*Arthroleptis* (appartenant à 5 espèces différentes et provenant de localités et de biotopes variés) et d'une vingtaine de *Leptopelis brevirostris* nous a permis de constater que ces espèces sont toujours dépourvues de Nyctothères. Un échantillon de même importance dans tout autre ensemble plurispécifique d'Anouères à développement normal donne un taux d'infestation variable mais jamais nul.

Cette constatation est riche d'enseignement car elle signifie que, au moins chez les espèces à développement direct, il n'y a contamination ni à l'état de pneumonte ni à l'état d'aëuf. Qu'en est-il chez les espèces à développement normal?

5. Une douzaine d'espèces d'*Arthroleptis* (*Schoutedenella* comprises) et, très probablement, *Leptopelis brevirostris* (AMIET, 1989)

## L'INFESTATION AU STADE ŒUF

A priori, deux modes de contamination différents peuvent être envisagés: (1) lors du passage des ovules dans le cloaque de la femelle; (2) après l'oviposition, soit par kystes se déposant sur les pontes, soit par passage actif de Protozoaires à travers la gangue des œufs (les Nyctothères peuvent vivre quelques heures dans l'eau).

La première hypothèse peut être écartée, car tous les élevages que nous avons faits en laboratoire, soit à partir de pontes immergées obtenues en captivité (*Ptychadena*, *Hylarana*), soit à partir de pontes suspendues récoltées dans la nature (*Hyperolius*, *Afraxalus*, *Chiromantis*), ont donné des têtards et des imagos dépourvus de Nyctothères et même, plus généralement, de tout Protozoaire (AMIET & AFFA'A, 1985). Il s'agissait pourtant d'espèces dont les têtards sont fréquemment infestés dans la nature (98 % des individus chez *Hylarana*, par exemple)

La contamination des œufs après la ponte, en milieu naturel, est difficile à vérifier, mais le cas des espèces à ponte émergée montre que ce processus, à supposer qu'il existe, n'est pas général. En effet, dans la batrachofaune forestière camerounaise, de nombreuses espèces d'Anoures (plus de 50 % des 88 espèces de la région de Yaoundé, par exemple: AMIET, 1989) pondent leurs œufs à côté ou au-dessus de l'eau, ce qui empêche toute contamination d'origine externe à l'état d'œuf. Dans la nature, les têtards de ces espèces sont pourtant, comme ceux des espèces à ponte aquatique, fortement infestés de Nyctothères.

Ces observations, jointes à celles qui ont été rapportées plus haut pour les espèces à développement direct, permettent d'affirmer qu'il n'y a jamais de contamination des œufs dans le cloaque et que, en milieu naturel, l'infestation après oviposition est très improbable, et de toute façon limitée aux espèces à ponte aquatique.

## L'INFESTATION AU STADE LARVAIRE

Lors de la recherche des Nyctothères dans les têtards, il n'a pas toujours été possible d'identifier ces derniers spécifiquement, mais les espèces ont pu être séparées et dans tous les cas l'identification générique a été faite. Toutes les espèces (41, appartenant à 19 genres) se sont révélées susceptibles d'abriter des Nyctothères dans leur tube digestif, avec une prévalence souvent élevée (jusqu'à 98 % des individus infestés dans certaines populations). L'existence de Nyctothères chez les têtards apparaît comme un phénomène très général, bien qu'elle soit restée longtemps méconnue.

Il est facile de démontrer que la contamination se fait par voie trophique. Comme on l'a vu plus haut, les têtards issus de pontes récoltées dans la nature ou obtenues au laboratoire sont dépourvus de Nyctothères, mais si on les nourrit de plantes aquatiques recueillies dans la nature ou si on les élève en compagnie de têtards "sauvages", on constate en les disséquant quelques jours plus tard qu'au moins certains d'entre eux sont infestés (AMIET & AFFA'A, 1985).

Des essais d'infestation par les Nyctothères actifs se sont révélés infructueux: ils pénètrent par la bouche pour ressortir aussitôt par le spiracle. Le seul mode de

contamination possible reste donc l'absorption de kystes émis soit par d'autres têtards, soit par des adultes (dans la mesure où ceux-ci se reproduisent dans l'eau ce qui, rappelons-le, n'est pas toujours le cas).

Un aspect inattendu de la biologie des Nyctothères d'Anoures camerounais est que les espèces propres aux pneumontes pénètrent chez leur hôte lorsqu'il est encore à l'état larvaire. C'est ainsi que chez *Bufo regularis* et *B. maculatus* on voit deux espèces propres aux pneumontes, *Prosciuophora basoglui* et *Sicuophora bufoncola*, apparaître chez les individus en métamorphose, qui n'ont pas encore pu se nourrir en milieu aérien; il est probable que les kystes de ces espèces ingérés par les têtards avant la métamorphose trouvent alors des conditions propices à leur développement.

Bien qu'elle n'ait pas été étudiée chez d'autres Anoures, cette mise en place des Nyctothères spécifiques des pneumontes avant la métamorphose est probablement un processus général, corroboré par l'absence d'infestation chez les espèces à développement direct ou semi-direct<sup>6</sup>. Le têtard apparaît ainsi comme la cible privilégiée, voire unique, des Nyctothères.

On remarquera enfin, en relation avec ce qui précède, que les kystes des Nyctothères d'Anoures constituent un cas particulier puisqu'ils ne paraissent capables de survivre qu'en milieu aquatique, et non aérien comme c'est généralement le cas chez les autres Ciliés. Ce ne sont donc pas des formes de résistance, mais plutôt des formes de transmission. Rappelons toutefois que cette particularité de la stratégie de dissémination-transmission des Nyctothères, assez imprévue, ressort de l'étude menée sur la batrachofaune camerounaise, surtout en milieu forestier; il n'est pas sûr qu'elle s'étende à toutes les espèces de Nyctothères.

#### INFLUENCE DE L'ANOURE-HÔTE SUR L'ENKYSTEMENT, LA CONJUGAISON ET LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DES NYCTOTHÈRES

La composition du peuplement nyctothérien d'un Anoure dépend, comme on l'a vu, de l'espèce de l'hôte ainsi que du stade de développement de ce dernier. Diverses observations et expériences tendent à montrer que l'influence de l'Anoure-hôte s'étend aussi à plusieurs phénomènes biologiques importants, tels que l'enkystement, la conjugaison et la multiplication végétative.

#### L'ENKYSTEMENT

La production de kystes est, dans le cycle biologique des Nyctothères, une condition sine qua non de l'infestation de nouveaux individus-hôtes. Des kystes de Nyctothères ont pu être trouvés chez de nombreux Anoures camerounais, mais nous ne disposons pas de données quantitatives précises sur leur abondance en fonction du stade de développement

6. Nous faisons allusion ici à *Phrynodon sandersoni*, dont le têtard est libre mais vit uniquement sur ses réserves vitellines après leur métamorphose, les individus de cette espèce restent dépourvus de Protozoaires endozoïques (AMIET, 1981; AMIET & AFFA' A, 1985).

de l'hôte. On peut cependant noter que, chez les têtards, des kystes sont produits à tout âge, mais en quantité relativement faible, alors que chez les adultes ils peuvent se former en masse quand l'hôte est en période d'activité sexuelle. C'est du moins ce qui a été observé chez les deux crapauds communs, *Bufo regularis* et *B. maculatus*, où l'enkystement de *Proscicuophora basoglui* et *Nyctotheroides ptychadenae* peut d'ailleurs être provoqué par l'injection de gonadotrophine (AFFA'A, 1986b).

Ce constat ne saurait cependant être généralisé. En effet, d'importantes et brèves concentrations d'individus reproducteurs des deux sexes s'observent surtout chez les Anoures des milieux ouverts (voir AMFT, 1989, pour les stratégies de reproduction des espèces camerounaises). C'est dans cette éventualité, à laquelle correspond le cas des deux *Bufo* anthropophiles, qu'une production massive de kystes peut être efficace. Il n'en va probablement pas de même pour les Nyctothères d'Anoures sylvoicoles car, chez ces derniers, les mâles séjournent longtemps (plusieurs semaines) sur les sites de reproduction, où les femelles viennent les rejoindre en ordre dispersé. Une interdépendance éventuelle entre les cycles reproducteurs des hôtes et la production de kystes par les Nyctothères mérite donc d'être vérifiée pour l'ensemble des systèmes Anoures-endocommensaux.

#### LA CONJUGAISON

On sait que la conjugaison est un phénomène sexuel propre aux Ciliés, au cours duquel deux individus, ou conjugants, s'accrochent l'un à l'autre et échangent une partie de leur matériel nucléaire, provenant du micronoyau.

D'après WICHTERMAN (1936), la conjugaison n'a lieu qu'au moment où le têtard entreprend sa métamorphose. Elle serait due aux changements drastiques qui se produisent dans l'intestin au cours de la transformation du têtard.

Cette opinion n'est pas corroborée par les observations faites sur les Nyctothères inféodés aux Anoures camerounais. En effet:

(1) des couples de conjugants, ou des post-conjugants, ont été trouvés chez toutes les espèces propres aux têtards, non seulement pendant la métamorphose, mais aussi bien avant, alors que les têtards sont encore dépourvus de pattes postérieures;

(2) des conjugaisons ont été observées aussi chez *Proscicuophora basoglui*, Nyctothère propre aux pneumontes. Des post-conjugants ont de même été trouvés chez *Nyctotheroides fusiformis*, inféodé aux pneumontes de *Cryptothylax greshoffii*.

Chez les têtards, la conjugaison est peut-être sous la dépendance, directe ou indirecte, des hormones de croissance de l'hôte, mais cette hypothèse devra être vérifiée expérimentalement. En revanche, chez *P. basoglui*, on a pu montrer (AFFA'A, 1986b, 1987) que la conjugaison est induite par injection de gonadotrophine aux hôtes, en l'occurrence *Bufo regularis* et *B. maculatus*, même si ceux-ci sont immatures.

Il est néanmoins assez troublant que des conjugaisons n'aient jamais été observées chez les autres Nyctothères inféodés aux pneumontes, alors que leurs hôtes ont été la plupart du temps capturés en pleine phase de reproduction. Autre fait curieux, des conjugants ont été aussi trouvés, chez *P. basoglui*, dans des crapauds morts subissant un début de décomposition.

Il est donc possible que la conjugaison des Nyctothères soit induite par des causes diverses, correspondant surtout à des modifications des équilibres internes de l'hôte, et dont la mise en évidence offre encore un large champ d'investigation.

#### LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Chez les Nyctothères, contrairement à ce qui a lieu chez d'autres Ciliés, la conjugaison ne s'accompagne pas d'un accroissement du nombre des cellules. Le phénomène se limite à un échange de matériel génétique entre les conjugants et n'a donc pas de répercussion sur le développement des populations de Nyctothères à partir des kystes ingérés par les têtards. La multiplication de l'endocommensal dépendra uniquement de la division cellulaire, mode de reproduction végétative au demeurant très répandu chez les Ciliés.

L'impossibilité, pour le moment, de "cultiver" des Nyctothères ne permet pas de connaître la fréquence de leurs divisions, et donc le rythme d'accroissement théorique de leurs populations. Des comptages de Nyctothères effectués à différents stades de développement de *Bufo regularis* et *B. maculatus* ont cependant montré que les populations de certaines espèces croissent plus rapidement pendant la phase de métamorphose (voir à ce sujet AFFA'A & AMIET, 1985). Cette observation permet de supposer que, au moins dans certains cas, le rythme de division des Nyctothères dépend de l'état physiologique de leur hôte.

#### CONCLUSION

L'organisation des Nyctothères associés aux Anoures ne diffère pas notablement de celle des Nyctothères qui vivent chez des hôtes appartenant à d'autres groupes zoologiques, qu'il s'agisse de vertébrés ou d'invertébrés. De ce fait, il est impossible, au moins actuellement, de tracer une phylogénie de l'ensemble des Nyctothères et d'élucider l'origine de l'association de certains d'entre eux aux Anoures. Tout ce que l'on peut dire, c'est que cette association, à en juger par la grande diversité spécifique et l'abondance des populations de Nyctothères chez les Anoures, a été une réussite évolutive.

Il est probable que les Nyctothères ont primitivement peuplé les têtards. En faveur de cette hypothèse, plusieurs arguments peuvent être proposés: (1) la prévalence plus élevée des Nyctothères chez les têtards que chez les pneumontes; (2) la plus grande diversité des espèces chez les têtards; (3) le mode d'infestation, manifestement adapté à des organismes aquatiques puisque les kystes ne survivent que dans l'eau.

La spécialisation de certaines espèces de Nyctothères aux pneumontes doit être considérée comme un phénomène secondaire. Ces Nyctothères sont d'ailleurs tributaires d'une stratégie d'infestation "conservatrice" puisqu'elle nécessite l'ingestion de kystes avant la métamorphose. Les Anoures à développement semi-direct ou direct sont restés, pour cette raison, des "places vides", non colonisées par les Nyctothères (au moins dans la faune camerounaise, car il est possible qu'ailleurs des Nyctothères soient capables de produire des kystes résistant en milieu aérien).

Des liens spécifiques plus ou moins étroits unissent le Nyctothère à son hôte: ils vont de l'oïxémie à l'euryxénie, mais il n'existe pas de Nyctothères "polyvalents". Cette dépendance à l'égard de l'hôte concerne aussi le stade de celui-ci, puisqu'il n'y a que quelques espèces de Nyctothères qui puissent subsister chez un même hôte depuis le têtard jusqu'au stade adulte. La production de kystes, la conjugaison et la multiplication végétative témoignent aussi de l'influence jouée par le milieu intérieur de l'hôte, quoique les corrélations soient ici plus discrètes (peut-être seulement en apparence, car les recherches expérimentales n'ont pas encore été assez développées dans ce domaine).

La relation entre Nyctothères et Anoures n'est pas, contrairement à ce que l'on observe dans le parasitisme ou la symbiose, fondée sur des interactions: l'Anoure constitue simplement pour le Nyctothère un biotope, dont les caractéristiques se révèlent plus ou moins contraignantes (au niveau de l'espèce et/ou du stade de développement de l'hôte) et auquel le Nyctothère va s'ajuster de façon plus ou moins étroite (corrélations de divers phénomènes biologiques avec les modifications du milieu intérieur de l'hôte). A ce titre, le "système Nyctothère-Anoure" peut être considéré comme un excellent modèle d'endocommensalisme.

#### LISTE DES ESPÈCES CITÉES

Amphibia Anura: *Acanthixalus spinosus* (Buchholz & Peters, 1875); *Astylosternus batesi* (Boulenger, 1900); *Bufo maculatus* Hallowell, 1855; *Bufo regularis* Reuss, 1833, *Cryptothylax greshoffii* (Schilthuis, 1889), *Hylarana albolabris* (Hallowell, 1856); *Leptopelis brevirostris* (Werner, 1898); *Phrynodon sandersoni* Parker, 1935; *Rana pipiens* Schreber, 1782; *Xenopus fraseri* Boulenger, 1905.

Ciliata Clevelandellida: *Albaretia maxuma* Affa'a, 1986; *Neonycotherus reticulatus* Affa'a, 1983, *Nycotheroides bopeleti* Affa'a, 1978; *Nycotheroides boulandi* Albaret, 1975; *Nycotheroides brachystomus* Affa'a, 1988; *Nycotheroides cordiformis* (Ehrenberg, 1838); *Nycotheroides cryptothylaxi* Affa'a, 1980; *Nycotheroides heterostomus* Affa'a, 1980; *Nycotheroides judesti* Affa'a, 1980; *Nycotheroides modestus* Affa'a, 1980; *Nycotheroides ostreiformis* Affa'a, 1988; *Nycotheroides ptychadenae* Albaret, 1972; *Nycotheroides purpureus* Affa'a, 1988; *Nycotheroides rotundatus* Affa'a, 1988, *Nycotheroides teochii* Albaret, 1975; *Nycotherus ovalis* (Leidy, 1850); *Nycotherus velox* Leidy, 1849; *Parasiciophora aberrans* Affa'a, 1986; *Parasiciophora nucleoclavata* Affa'a, 1988; *Prosicuophora basoglui* Puytorac & Oktem, 1967; *Sicuophora bufonicola* Affa'a, 1990; *Sicuophora heimi* Albaret, 1970; *Sicuophora magna* (Bezzenberger, 1904).

Opalinata: *Opalina ranarum* (Purkinje & Valentin, 1835).

#### RÉSUMÉ

Les Nyctothères (Ciliata, Clevelandellida) associés aux Amphibiens Anoures vivent uniquement dans la partie terminale du tube digestif. Leurs relations avec les Anoures ont été particulièrement étudiées au Cameroun, où 45 espèces de Nyctothères ont été trouvées



chez 41 espèces d'Anoures (à l'état larvaire et adulte). Suivant les espèces, les Nyctothères sont propres aux têtards, ou sont présents durant toute l'existence de leur hôte, ou ne vivent que chez l'adulte après être apparus lors de la métamorphose. Dans tous les cas, l'infestation se fait par kystes ingérés au stade larvaire. Il est démontré qu'il n'y a pas d'infestation au stade œuf ni après la métamorphose (les Anoures à développement direct sont dépourvus de Nyctothères), au moins dans la faune camerounaise. Environ la moitié des espèces de Nyctothères camerounaises connues ne vivent que chez une seule espèce d'Anoures, alors que environ 40 % sont très éclectiques. Au moins dans quelques cas, on a constaté une corrélation entre l'état physiologique de l'Anoure-hôte et la production de kystes, la conjugaison et la multiplication végétative des Nyctothères, alors que la présence de ces derniers n'a aucune répercussion apparente sur l'hôte. Les Nyctothères ne sont donc ni des parasites, ni des symbiotes, mais des endocommensaux.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AFFA'A, F.-M., 1978. — Les *Nyctotheroides* (Ciliés Hétérotriches) endocommensaux du Batracien Anoure *Cryptothylax greshoffi*. *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **25**: 131-140.
- 1979a. — *Nyctositum amieti* n. gen., n.sp., Cilié endocommensal du têtard d'*Acanthixalus spinosus* (Amphibien Anoure). *Protistologica*, **15** (3): 333-336.
- 1979b. — *Pygmotheroïdes njinei* n. gen. n. sp. et *Nyctotheroides anomalus* n. sp., Ciliés Hétérotriches endocommensaux du Batracien *Leptodactylodon ventrimarmoratus* (Boulenger) (Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **26**: 101-111.
- 1980. — *Nyctotheroides* nouveaux ou peu connus du Cameroun (première série). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **27**: 47-67.
- 1983. — *Neonyctotherus*, un genre nouveau de Ciliés Hétérotriches commensal de têtards d'Amphibiens Anoures du Cameroun. *Protistologica*, **19** (2): 141-143.
- 1986a. — Description de nouveaux Sicutophoridae (Ciliés Hétérotriches) endocommensaux d'Anoures camerounais. *Arch. Protistenkd.*, **132**: 201-211.
- 1986b. — Induction par la gonadotrophine de l'enkystement et de la conjugaison chez les Ciliés parasites de crapauds du Cameroun. *Ann. Sci. nat. Zool.*, **13** (8): 1-4.
- 1986c. — La faune de Protozoaires parasites de *Xenopus fraseri* au Sud-Cameroun. Ses rapports avec l'origine géographique des populations-hôtes. *Protistologica*, **22** (3): 327-330.
- 1987. — Contribution à l'étude taxonomique et biologique des Ciliés Hétérotriches parasites d'Amphibiens Anoures du Sud-Cameroun. Thèse, Fac. Sci. Univ. de Yaoundé: 1-229, pl. 1-27.
- 1988a. — *Nyctotheroides* nouveaux ou peu connus du Cameroun (deuxième série). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, (Biologie-Biochimie), **3** (5): 5-50.
- 1988b. — La faune de Protozoaires parasites d'*Hylarana albolabris* au Sud-Cameroun. Ses rapports avec l'origine géographique des populations-hôtes. *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, (Biologie-Biochimie), **3** (5): 137-142.
- 1990. — Observations de trois Sicutophoridae nouveaux (Ciliophora, Clevelandellida) parasites d'Amphibiens du Cameroun. *Ann. Sci. nat. Zool.*, **13** (11): 1-8.
- 1991. — Observations morphologiques sur deux Nyctothères (Ciliés Hétérotriches) commensaux de Batraciens Anoures du Québec. *Can. J. Zool.*, **69**: 2765-2770.
- AFFA'A, F.-M. & AMIET, J.-L., 1985. — Quelques observations sur l'évolution de la faune d'Hétérotriches endocommensaux chez *Bufo regularis* et *Bufo maculatus*. *Protistologica*, **21** (2): 273-278.
- 1990. — Les modes d'association avec les espèces-hôtes chez les Nyctothères d'Amphibiens du Sud-Cameroun. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **45**: 345-355.
- ALBARET, J.-L., 1968a. — Description de deux nouveaux Nyctothères parasites de *Bufo regularis* (Reuss) de Brazzaville. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **40** (4): 814-822.

- 1968b. - *Parasicuophora mantellae* n. gen. n. sp., Cilié Plagiotomidae parasite de *Mantella aurantiaca*, Batracien Anouère de Madagascar. *Protistologica*, 4 (4): 449-451.
- 1970. - Observations cytologiques sur les Nyctothères des genres *Prosicuophora* de Puytorac et Oktem et *Sicuophora* de Puytorac et Grain, Ciliés parasites de Batraciens Anouères d'Afrique Noire. Description de deux espèces nouvelles. *Protistologica*, 6 (2): 183-198.
- 1972. - Description de cinq espèces nouvelles des genres *Nyctotherus* Leidy et *Metanyctotherus* n. gen., Ciliés Hétérotriches parasites de Batraciens Anouères malgaches. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (3), 44 (38): 521-531.
- 1973. - Observations sur les Nyctothères des genres *Sicuophora* de Puytorac et Grain, *Metasicuophora* gen. n. et *Parasicuophora* Albaret, Ciliés parasites de Batraciens Anouères. *J. Protozool.*, 20 (1): 53-58.
- 1975. - Etude systématique et cytologique sur les Ciliés Hétérotriches endocommensaux. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, (Zool.), 89: 1-114, pl. 1-56.
- AMIET, J.-L., 1980. - Révision du genre *Leptodactylodon* Andersson (Amphibia Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, 27: 69-224.
- 1981. - Ecologie, éthologie et développement de *Phrynodon sandersoni* Parker (Amphibia, Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia*, 2 (1): 1-13.
- 1989. - Quelques aspects de la biologie des Amphibiens du Cameroun. *Année biol.*, 28 (2): 73-136.
- AMIET, J.-L. & AFFA'A, F.-M., 1985. - A propos des stratégies d'infestation chez les Protozoaires parasites ou endocommensaux des Amphibiens Anouères du Cameroun. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 40: 390-397.
- CORLISS, J. O., 1979. - *The ciliated protozoa: characterization, classification, and guide to the literature*. New York & Oxford, Pergamon Press: 1-455.
- DUBOIS, A., 1978. - Les principaux stades de développement significatifs en écologie et en génétique des populations des Amphibiens Anouères. *Terre et Vie*, 32: 453-459.
- 1984. - La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anouères. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, (A), 131: 1-64.
- 1992. - Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anouères). *Bull. Soc. linn. Lyon*, 61 (10): 305-352.
- EUZET, L. & COMBES, C., 1980. - Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *Mém. Soc. zool. Fr.*, 40: 239-285.
- HEGNER, R. W., 1923. - Observations and experiments on Euglenoidina in the digestive tract of frog and toad tadpoles. *Biol. Bull.*, 45: 162-180.
- LEIDY, J., 1849. - New genera of Entozoa. *Proc. Acad. nat. Sci. Phila.*, 4: 233.
- MARGULIS, L., CORLISS, J. O., MELKONIAN, M. & CHAPMAN, D. J. (réd.), 1989. - *Handbook of Protozoists*. Boston, Jones & Barlett: 1-914.
- MC ARTHUR, H. W., 1955. - Observations on the enteric protozoa of *Rana pipiens* during larval development and metamorphosis. *Iowa Acad. Sci.*, 62: 640-651.
- METCALF, M. M., 1909. - *Opalina*, its anatomy and reproduction with a description of infection experiments, and a chronological review of the literature. *Arch. Protistenkd.*, 13 (3): 195-375.
- PERRET, J.-L., 1966. - Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jb. Syst.*, 8: 289-464.
- PUYTORAC, P. DE, GRAIN, J. & MIGNOT, J.-P., 1987. - *Précis de protistologie*. Paris, Boubée: 1-581.
- ROSTAND, J., 1955. - *Les crapauds, les grenouilles et quelques grands problèmes biologiques*. Paris, Gallimard: 1-215, figs. 1-66.
- WICHTERMAN, R., 1936. - Division and conjugation in *Nyctotherus cordiformis* (Ehr.) Stein (Protozoa Ciliata) with special reference to the nuclear phenomena. *J. Morphol.*, 60 (2): 563-611.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.